Die Stellung der physiognomischen Ökologie.

von

O. Drude.

Das Referat über diesen Vortrag kann kurz ausfallen, da er den Zweck hatte, die Tendenz besonders des ersten Abschnittes des inzwischen erschienenen Buches: »Die Ökologie der Pflanzen«, klarzulegen, und da inzwischen bereits ein Referat über das Buch selbst von L. Diels in diesen Jahrbüchern (1914, Bd. 51, Literaturber. S. 46—48) erschienen ist. Nur einige Hauptpunkte mögen daher hier noch herausgegriffen werden.

Man spricht immerfort von dem Vegetationscharakter dieses oder jenes Landes, man verfolgt denselben bis hinein in die Tiefen der Weltmeere. Es ist wichtig, die Ökologie der Pflanzenwelt aufzubauen auf einem Fundamentalprinzip, in dem sich sozusagen der ganze tellurische Charakter der Vegetation verkörpert, und das ist ihre Bodenständigkeit in Verbindung mit der Entfaltung assimilatorischer Kraft am Licht. In dieser Hinsicht schaffen wir einen Gegensatz zwischen dem Plankton des süßen und salzigen Wassers einerseits und der ganzen übrigen, an ein bestimmtes Substrat gebundenen Vegetation des Festlandes sowie der Küsten, da dieses Plankton, dem Wasser sich anvertrauend, allein beweglich ist, dabei allerdings gleichfalls auf seine assimilatorische Kraft angewiesen.

Im übrigen erscheinen die Formen des Kampfes um den Raum, wie wir ja viel zweckmäßiger den Kampf um das Dasein nennen, bei der Pflanzenwelt als solche um den Besitz einer gesicherten Bodenständigkeit, direkt, oder indirekt bei Epiphyten. Um die Besiedelung sich zu sichern, werden die ganzen Einrichtungen in der Ausnutzung des Bodens zur Versorgung mit Nahrung und Wasser getroffen, die Einrichtungen sowohl zur oft jahrhundertelangen Ansiedelung auf demselben Fleck, als auch die kurz vorübergehenden Besiedelungen und die Erwerbungen neuer Plätze in der Vermehrung durch Keime. An Ort und Stelle ausharrend — oder im Samen schlummernd — ist die Pflanzenwelt darauf angewiesen, dem Wechsel der Jahreszeiten daselbst sich anzubequemen, der zugleich ihre Assimilationsenergie einschneidend beeinflußt: das Auf- und Niedersteigen der Sonne

gibt den Pulsschlag des Pflanzenlebens auf der Erde. Ihm entspricht das Klima, ihm folgt die Jahresperiodizität als wichtigste Äußerung der besonderen Haushaltsführungen der Vegetationsformen in allen ihren epharmonischen Anpassungen.

In diesem Kampfe um den Raum spielt die Pflanzengestalt selbst die führende Rolle. Es ist unmöglich, Ökologie zu treiben, ohne die Pflanzenform selbst wissenschaftlich erfaßt und in physiologisches Abhängigkeitsverhältnis gebracht zu haben. Nur darüber kann man zweifelhaft sein, wie sie am besten in solche wissenschaftliche Behandlung zu bringen ist.

Schon Alexander v. Humboldt, der Begründer der physiognomischen Richtung, hat den für seine Zeit kühnen Ausspruch getan, daß man sich an die Ergründung ihrer Gesetze wagen solle. Dies ist eine Forderung an die Zukunft gewesen, wichtiger als jenes andere malerisch-naturästhetische Moment, welches man immer aus seiner geistreichen Anfangsschrift herauszulesen sich bemüht. Gewiß macht eine bestimmte Pflanzenform, wenn sie genügend groß ist, auch als Silhouette am Horizont einer Landschaft einen oft genügend scharfen Eindruck, um als solche erkannt und unterschieden zu werden, eine Palme, *Araucaria*, *Casuarina*, ein Säulenkaktus. Aber nicht ein System von Silhouetten, wie sie der Maler vielleicht auf seiner Leinwand entwirft, ist es, was die Ökologie braucht und worin der Charakter bestimmter pflanzengeographischer Verbände sich auszudrücken hat, sondern ein naturwissenschaftlich durchgearbeitetes Gruppensystem, bei dem die Morphologie, geklärt durch die Antworten auf Fragen nach dem Nutzeffekt der Organe, sich mit dem phylogenetischen System zu verbrüdern hat. Denn es gibt nur eine einzige, einheitliche Wissenschaft vom Pflanzenreich, und die verschieden angewandten Gesichtspunkte dürfen sich nie gegeneinander kehren, wie es etwa der Fall wäre, wenn wir (mit Reiter) Palmen und Baumfarne, sogar *Cycas* und schopfige Lobelien als Typen einer einheitlichen physiognomischen Lebensform ansehen wollten. Ihre Ansprüche und ihre Leistungen in der Besiedelung der Erde sind höchst verschieden, und daß sie sich ähnlich sehen sollen, kann nur dem Laien so erscheinen.

Um also Vertrauen für die Gruppen solcher physiognomischer Lebensformen zu gewinnen, welche als Grundeinheiten der Betrachtung des Zusammenhanges zwischen Klima und Pflanzengestalt dienen können und in denen diese Beziehung gerade so gewahrt bleibt, wie die Entwicklungsgeschichte im Systemrange der »Flora«, muß jedes laienhafte Moment ausgetilgt und durch die Rücksichtnahme auf das phylogenetische System ersetzt werden. Seien wir dessen eingedenk, daß schließlich jede einzelne gute Spezies oder Artengruppe ihre eigene Physiognomie besitzt, und daß es sich nur darum handeln kann, dieselben nach den Gesichtspunkten umzuordnen, welche für die Besiedelungstätigkeit der Pflanzen unter gegebenem Klima und Substrat von ausschlaggebender Bedeutung sind.

So ist das Ziel, nach dem die Gliederung der Pflanzenwelt in physiognomische Gruppen strebt, die Rolle zu bezeichnen, welche den Einzelformen hinsichtlich ihrer Besiedelungskraft im Kampfe um den Raum zukommt. Ganz von selbst ergeben sich hieraus Anwendungen für die Pflanzengeographie, wie z. B. die Ableitung der Bedingungen für den Baumwuchs mit immergrünen oder periodisch neu beblätterten Formen, die Vegetationslinien für holzige und krautige Lianen, für Stammsukkulenten, ausdauernde Großblattrosetten, oder die der am weitesten sich in kaltes Wasser hineinwagenden phanerogamen Schwimmer und Taucher, wie anderseits xerophytischer Kugelbüsche im heißen Geröll.

Es darf uns dabei nicht schrecken, daß alle wichtigen physiognomischen Gruppen unter sich ebenso auseinanderweichen, wie sie mit ihren nächsten Nachbarn durch die sanftesten Übergänge verbunden sind. Die letzteren sind mehr bei der Aufteilung des ganzen Pflanzenreiches in die zugehörigen Gruppen lästig und schwierig; bei der Feststellung der klimatisch und edaphisch großzügig vereinten Bestände und Formationen weiß man ziemlich genau, um was es sich handelt und welchen Formen etwas Charakteristisches innewohnt. —

Dadurch kommen wir von selbst auf den zweiten Hauptpunkt unserer Behandlung, die Physiognomie der durch Klima und Boden in bestimmtem Zusammenschluß ausgeprägten Vegetationsformationen. Immer wieder taucht die Frage auf, ob in ihnen die klimatischen oder die edaphischen Wirkungen prävalieren, während doch das Richtige ist, die vereinte Wirkung beider auf die Vegetation als ausschlaggebend anzusehen. Das Meer umspült die Küsten aller Kontinente, aber an den Eisgestaden Grönlands sind keine Mangroven zu erwarten. Weitgedehnte Wüstensteppen sind nur im sommerheißen Klima möglich, die Eigenschaften des Bodens folgen demselben nach. Der humusreiche Boden des Waldlandes und der Grasfluren besiedelt sich im geselligen Verbande mit solchen Holz- und Graspflanzen, deren physiognomische Lebensform im Anschluß an die klimatische Jahresperiodizität gewährleistet ist. Den Wald an sich schon als etwas Einheitlich-Physiognomisches aufzufassen, wäre nur unter der Voraussetzung möglich, daß man Palmen und Baumfarne, Nadelhölzer und Eichen, kletternde Araceen und Epheu, mit knolligen Sympodien wachsende Orchideen und Moose, Flechten auf Baumrinde als gleichwertige Lebensformen in einander entsprechender Ökologie betrachten wollte. Den gleichen Fehler würde man begehen, wollte man nach dem Vorkommen einer einzelnen Lebensform von hochwertig-klimatischer Bedeutung über die Zugehörigkeit zur gleichen Formation urteilen. Allerdings besteht der Wald in seiner physiognomisch überwältigenden Masse aus Bäumen; aber deshalb machen die baumartigen Weiden, einzelne Erlen am Teich oder Fluß daselbst noch keinen Wald. Die Sumpfkiefern auf dem Hochmoor können höchstens als Moorwäldchen

aufgefaßt werden; in erster Linie gehören sie zum Moor, wurzeln auf Torf mit einer Decke von Sumpfmoos, würden Ersatz finden — falls ihnen Vernichtung drohte — zunächt durch andere Moorgewächse, je nachdem solche des nässeren und kälteren, oder solche des trockneren und wärmeren Bodens, nicht aber durch andere Waldbäume.

Aber wie man auch über die Abgrenzung der Formationen gegeneinander und über ihre Zusammenfassung zu großen, jetzt als »Vegetationstypen« bezeichneten Sammelgruppen denken mag, nie wird man darüber hinwegkommen, die Physiognomie als wesentlichen Charakter der Besiedelungseinheiten des Bodens aufzufassen und die sogenannte »physiographische Ökologie«, welche die Anordnung der verschiedenen Formationen im gegebenen Gelände nach den vorwaltenden inneren Gesetzen ihrer spontanen Selbsterhaltung, oder aber mit der innewohnenden Tendenz ganz allmählicher Umgestaltung nach den dynamischen Kräften neu eingreifender Besiedelung betrachtet, diese physiographische Ökologie nicht etwa auf einzelne Arten zu stützen, sondern auf die durch sie zur Schau getragenen physiognomischen Lebensformen im gesetzmäßigen Verbande. Jede dauernde klimatische Veränderung muß die dynamische Besiedelungskraft der im Kampf um den Raum miteinander den Boden besetzt haltenden Arten in einen anderen, neuen Gleichgewichtszustand überführen; jede, auch sogar nur schwache Umgestaltung der Nährkraft und der Wasserversorgung, des physikalisch-chemischen Aggregatzustandes des Bodens muß ebenso den Gleichgewichtszustand ändern und eine neue Verteilung der besiedelnden Arten zur Folge haben.

So kommen wir, da das Klima unter unseren Augen sich kaum merklich anders als in Oszillationen verändert und auch mit diesen seinen Schwankungen am ehesten in dem Faktor Bodenwärme und Bodenstrahlung wirksam zutage tritt, auf den Boden selbst zu als dasjenige, was unter gegebenem Klima die Auswahl aus den physiognomischen Lebensformen trifft und dieselben zu physiognomisch danach charakterisierten Formationen vereinigt. Analoge Formationen trifft man demnach unter sehr verschiedenen Klimaten unter bestimmten gleichartigen Grundbedingungen des Substrats wieder; es ist beinahe selbstverständlich, daß man die großen Vegetationstypen nach ihrem Anschluß an das Luft- oder Wasserleben in solche des feuchten und trocknen Landes einerseits, und in solche des süßen Wassers, endlich in solche des Salzwassers zu gliedern hat.

Diese Scheidung kehrt in allen Kontinenten und auf allen Inseln wieder, aber mit sehr verschiedenem Erfolge, so daß auch die süßen und salzigen Gewässer und Gestade klimatisch durch recht verschiedene, einander vertretende physiognomische Lebensformen besiedelt sind. Für die Vegetation des vom stehenden oder fließenden Wasser freien Landes aber sind dann weiter maßgebend die klimatisch durch unübersteigbare Grenzen auseinandergehaltenen Formationen geselligen Baumlebens von den äquatorialen

Regenwäldern bis zum nordischen Nadel- und Birkenwald, ebenso die klimatisch auseinandergehaltenen Formationen geselliger Grasfluren von den lichten Baumsavannen bis zu den nordischen Wiesen, dann die Niederholzbestände von Strauch, Busch und Gestrüpp, und die weitgedehnten Fluren klimatisch bedingter Wüsten und Wüstensteppen, deren einzelne Glieder auf beschränktem Terrain durch die besonderen Eigenschaften des Fels- und Geröllbodens sich auch in regenreicherem Klima wiederfinden können, endlich die gleichfalls weitgedehnten Gelände, wo die Vegetation unter Beschränkung auf eine sehr kurze Vegetationsperiode gegen Schnee und Eis zu ringen hat, wo an Stelle der Xerophyten die z. T. ähnlichen physiognomischen Lebensformen ökologisch psychrophil veranlagter Gewächse sich gesellig oder in lockerer Besiedelung zusammenfinden, und wo die verwesenden Pflanzenteile im Boden zur Torfbildung führen oder eine der Torferde ähnliche Beschaffenheit annehmen.

Die Charakteristik der Bestände, der weiter gefaßten »Formationen«, zerfällt demnach in die ökologische Ermittelung ihrer äußeren Bedingungen und in die Ermittelung der sich in ihnen vereinigenden physiognomischen Lebensformen. Sich an die Erkenntnis der Gründe wagen heißt also in unserem Sinne, die Lösung dieses inneren Zusammenhanges zu versuchen, nach den dynamischen Wirkungen der Besiedelungskraft der einzelnen Komponenten der Formation unter experimenteller Erforschung ihrer physiologischen Ansprüche. Die Formationen selbst sind danach gekennzeichnet als die einem bestimmten Klima und Boden entsprechenden und durch Vorherrschen bestimmter maßgebender physiognomischer Lebensformen ausgeprägten Besiedelungseinheiten von Land und Wasser.

Die Rolle, die hohe Bedeutung einer wohl verstandenen und den Zusammenhang von morphologischer Gestalt und physiologischer Nutzwirkung wahrenden Physiognomik der Lebensformen ist damit erwiesen, wenn es überhaupt eines Beweises dafür bedurfte. Im Ausbau dieser wissenschaftlichen Disziplin ergeben sich die selbstverständlichen, von persönlichen Neigungen und Urteilen abhängigen Verschiedenheiten, die ja das Glück haben, vor einem einseitigen Schematismus in der Wissenschaft zu bewahren und vielseitig zu persönlicher Tätigkeit, zum eigenen Nachdenken die jung anstrebenden Forscher aufzufordern. Kann man schon in der Zahl der Hauptgruppen solcher Lebensformen, auf die Einzelspezies bezogen, sehr verschiedener Meinung sein, ebenso in ihrer Anordnung, so ergeben sich auch in der Umgrenzung der Formationsgruppen, die wir jetzt »Vegetationstypen« nennen, dieselben willkürlichen Annahmen. Rübel und Brockmann-Jerosch bilden deren nur vier: Lignosa, Prata, Deserta, Phytoplankton, was mindestens nach der Seite der nicht zum Plankton gehörigen Pflanzenbestände des Wassers ergänzungsbedürftig erscheint. Ich selbst nehme in der Ökologie (S. 225) 12 Haupttypen an, wobei aber nur die »Lignosa« nach den fünf hauptsächlichen Lebenseinheiten auf klimatischer

Grundlage weiter zerfällt sind, und die Niederholzformationen zunächst als Einheit gelten, die analog einer weiteren Gliederung bedarf. Dasselbe gilt von den Formationen des süßen Wassers und der ozeanischen Küsten: auch sie gliedern sich klimatisch nach Zonen. Es ist aber hier nicht der Ort, in Erörterungen dieser Art hineinzugehen; das praktisch zu lösen ist Aufgabe pflanzengeographischer Gliederungen, und als Vorbereitung für die zu erwartende neue Bearbeitung meines Handbuches der Pflanzengeographie war auch diese Umgrenzung nach 12 Vegetationstypen geplant.